

EL CONCEPTE D'ESPÈCIE: UNA ANÀLISI DES DE LA ZOOLOGIA

MARTÍ DOMÍNGUEZ

Departament de Biologia Animal. Facultat de Ciències Biològiques. Universitat de València. Burjassot.

Text de la ponència presentada a la Primera Jornada de Biologia «Cap a on va la biologia contemporània», celebrada a Prada dins el marc de la Universitat Catalana d'Estiu, l'agost de 1991.

RESUM

En aquest treball s'exposa una síntesi de les diferents interpretacions que s'han desenvolupat a l'entorn del concepte d'*espècie*. Alhora es fa una breu valoració de la importància de la taxonomia en la recerca biològica i del seu futur en el camp de la investigació

MOTS CLAU: *espècie, taxonomia, zoologia*.

SUMMARY

In this paper the different interpretations of the species concept are discussed. Moreover, the importance of taxonomy in biological research and its future are evaluated.

KEY WORDS: *species, taxonomy, zoology*.

INTRODUCCIÓ

L'home ha experimentat des de sempre una necessitat imperiosa d'ordenar tot allò que veia,

que anava comprenent i assimilant. La cultura humana, en certa manera, no és més que això: una adequada comprensió i distribució en la memòria d'allò que l'home al llarg de la seua història ha anat descobrint. Molts dels noms

comuns posats als animals, a les plantes, als fongs, en definitiva, als sers vius, es remunten, de segur, als inicis de la humanitat, quan el contacte amb la natura era aclaparador i forçava necessàriament la creació de nous termes per a designar les noves formes vivents observades. Actualment, entre nosaltres, l'ús dels noms vulgars és el més freqüent. Tanmateix, aquestes denominacions plantegen un problema metodològic quan es treballa des d'una perspectiva científica, en haver d'emprar els ja sovint poc definits i amplis conceptes populars. Per exemple, la *panderola* rep en català prop d'una trentena de denominacions col·loquials. Si, en el moment de fer un treball sobre aquest insecte, s'hagueren de tenir en compte els noms populars que presenta en les altres llengües, l'investigador es passaria gran part de l'estudi intentant definir quin tipus d'insecte està estudiant.

Un altre exemple interessant, que proporciona una idea exacta de fins on pot arribar la confusió si s'utilitzen exclusivament els termes populars, ens l'aporta la faula de La Fontaine *La cigale et la fourmie*. En francès, sota el terme *cigale* es coneixen dos tipus d'insecte pertanyents a diferents famílies i que tots dos tenen la peculiaritat de cantar a l'estiu. En espanyol es tradueixen per *cigarra* i *chicharra*, mentre que en català esdevé de nou com en el francès, i existeix tan sols el terme *cigala*, en què s'engloben indistintament els dos insectes. Tanmateix, des d'un punt de vista biològic —i en aquest cas també cultural— la diferenciació de tots dos resulta fonamental, ja que la *cigarra* (que pertany al gènere *Cicada*) viu tan sols durant els mesos de juliol i agost, mentre la *chicharra* (englobada dins el gènere *Ephippiger*) aconsegueix sobreviure fins ben entrat el mes de desembre. El principal divulgador de les faules de La Fontaine a Espanya, Félix María Samaniego, va traduir la faula per *La cigarra y la hormiga*, caient en un error conceptual i invalidant-ne —des d'un punt de vista biològic— el sentit, en ser improcedent que la formiga amenace amb l'hivern un insecte que, a tot estirar, pot viure els primers dies de setembre.

Samaniego, com també molts altres divulgadors de la faula (Iriarte, Benavente...), s'enganyà en la traducció del nom popular i va confrondre la *chicharra* de la faula amb la *cigarra*: la correcta traducció a l'espanyol de la faula de La Fontaine és, per tant, *La chicharra y la hormiga*. Aquest error de traducció tindria potser una importància molt petita si no fos perquè després alguns escriptors, en descobrir que la *cigarra* de Samaniego moria al final de l'estiu, varen emprar aquesta circumstància per a desacreditar la faula de La Fontaine, i, a la llarga, tots els moralistes. Vicente Blasco Ibáñez va lloar l'artista *cigarra*, que descobreix en la seua naturalesa la fugacitat de la vida, i que prefereix esgotar els seus dies en una activitat immaterial i despreocupada com és el cant. Josep Pla, desconeixent la confusió que existia entre els dos insectes, va escriure frases molt dures contra el poeta francès, i potser també l'oposició del valencià Joan Fuster —deixeble espiritual de Josep Pla— envers els moralistes, tinga molt a veure amb tot aquest reguitzell d'errades conceptuals (vegeu la fig. 1).

Aquests exemples ens mostren clarament la importància que pot arribar a tindre una correcta definició dels sers vius, i, en certa manera, amb ells pretenc justificar l'ús de la terminologia científica, que, en els ambients literaris, ben sovint s'interpreta com enganyosa i, curiosament, com especialment antiquada.

Linnaeus i el concepte essencialista d'espècie

L'any 1758 el naturalista suec Linnaeus va crear un sistema per evitar aquesta confusió existent amb les denominacions col·loquials, i emprant la nomenclatura binomial anteriorment suggerida per Bauhin, va establir en la dècima edició de la seua obra *Sistema naturae* (1758), les bases actuals que empra la taxonomia zoològica. No obstant això, sorgeix a partir d'aquest moment un nou problema, en haver de decidir quins són els valors biològics —que no culturals— que determinen l'existència de

Fábula II

La Cigarra y la Hormiga¹

Cantando la Cigarra
pasó el verano entero,
sin hacer provisiones
allá para el invierno;
5 los fríos la obligaron
a guardar el silencio

y a acogerse al abrigo
de su estrecho aposento.
Viose desproveída²
del preciso sustento: 10
sin mosca, sin gusano,
sin trigo y sin centeno.



¹ E 336: *La Cigarra y las Hormigas*. El mismo tema, pero con distintos animales, en E 241: *La Hormiga y el Escarabajo*. También la recogió La Fontaine (en lo sucesivo LF) I,1: *La Cigarra y la Hormiga*.

² Desprovista. El participio regular *desproveída* ha caído en desuso.

FIGURA 1. En el gravat de la primera edició de les faules de La Fontaine s'observa que la cigala és un ortòpter (llargues antenes, potes saltadores, mandíbules masticadores, etc.) i no un homòpter, com s'havia cregut fins al moment.

l'*espècie*. Linnaeus en la seua obra *Clasificatio plantarum* (1738), escriu la famosa frase «Species tot sunt diversae, quot diversas formas ab initio creavit Supremum Ens»; és a dir, existeixen tantes espècies com en un principi va crear Déu. Aquesta concepció fixista de l'espècie com a quelcom immutable en el temps recull l'essencialisme aristotèlic, que deriva de la filosofia platònica. És una concepció purament intuïtiva i essencialista, entenent per *essencialisme* la concepció filosòfica que accepta la prioritat ontològica de l'essència sobre la seua existència real. És a dir, simplificadament, és més important la capacitat de separació de les espècies que la seua veracitat. Per un essencialista, l'especiació tan sols es justifica quan l'espècie originada presenta una nova essència, un nou tipus diferenciable morfològicament dels restants (Mayr, 1980). *Espècie* és, doncs, tot allò que tenim la capacitat de conceptuar i diferenciar. Des d'un punt de vista metodològic, aquest concepte implicà, en l'època del seu apogeu, una determinació i classificació de les espècies purament morfològica, i per això se coneix també per *concepte morfològic d'espècie* (Mayr, 1963).

A conseqüència de dur fins al seu extrem aquest concepte essencialista sorgí l'escola nominalista, i fou Occam un dels seus més destacats membres (Hoffman, 1989), que postula que les espècies són, en definitiva, abstraccions creades per l'home, i que l'únic que existeix són els individus. Aquest pensament fou posteriorment desenvolupat per Lamarck i Buffon.

L'arribada del darwinisme

Una de les observacions més divulgades pels taxònoms de l'obra de Charles Darwin *L'origen de les espècies* (1859) és el fet que no definesca el concepte d'*espècie*. De fet hi va escriure, com a única justificació: «no vaig a discutir cap definició del terme *espècie*: cap no ha satisfet tots els naturalistes, encara que cada naturalista

sap més o menys el que vol expressar quan parla d'*espècie*». Sembla que Darwin, després del viatge del *Beagle*, tenia greus problemes per a poder adequar les seues observacions al concepte essencialista d'*espècie* imperant en la seua època. D'altra banda, la seua concepció gradualista de l'evolució de les espècies li feia insistir en la incapacitat del científic per a traçar una línia clara sobre el moment en què una varietat (o una subespècie, o una població diferent) es converteix en una nova espècie (Ghiselin, 1969); tanmateix, el seu gradualisme es veia seriosament qüestionat pel buit existent en el registre fòssil de moltes espècies, que suggeria més d'un colp una evolució ràpida i saltacionista (Gould, 1980). Tot això va fer que Darwin en tingués greus dubtes, no sols sobre el concepte d'*espècie*, sinó també sobre la dinàmica de l'especiació.

Posteriorment, el cèlebre naturalista anglès hi escriu unes frases que avui en dia encara tenen actualitat: «Considere la paraula *espècie* arbitràriament aplicada, per motius de conveniència, a tots els individus pareguts entre ells, i que no es diferencia substancialment de la *varietat*. Aquesta s'aplica, amb igual arbitrarietat, i també per conveniència, a les simples diferències individuals». Darwin deixa ben palesa la subjectivitat de les descripcions taxonòmiques, parlant per dos colps de «conveniència», en al·ludir a la predisposició d'alguns taxònoms de crear espècies i subespècies (ço és, varietats), amb l'únic propòsit de veure-hi darrere el seu nom.

Tot i això, l'obra de Darwin és, encara que indirectament, fonamental en l'estudi del concepte d'*espècie*. La teoria de l'evolució marca un nou paradigma dins dels corrents de pensament científic, i necessàriament el concepte d'*espècie* s'hi veu afectat. L'espècie deixa de ser quelcom estàtic i passa a ser dinàmic: l'espècie és el producte últim de l'especiació. La idea de la constitució de noves espècies comença a considerar-se seriosament, sempre amb l'oposició dels sectors més conservadors de la comunitat científica.

El neodarwinisme

El desconeixement de Darwin pel que fa a l'origen de la variabilitat genètica, que constitueix la matèria primera per a la selecció natural, deixà un gran buit en la seua argumentació. El descobriment per Mendel, l'any 1865, que els factors que contenen la informació hereditària són unitats discretes transmeses a la descendència per cada progenitor, mai no va arribar a ser conegut per Darwin. No obstant això, va marcar l'inici d'una nova concepció de la biologia i de l'evolució, desenvolupada àmpliament per autors com Dobzhansky, Mayr, Huxley, Sttebins, Simpson o Rensch.

El concepte biològic d'espècie

Theodosius Dobzhansky, en la seua obra *Genetics and origin of species* (1937), defineix l'espècie com «l'estadi del procés de divergència evolutiva en el qual una sèrie de formes lliurement entrecreuable en un principi es divideix en dues o més series separades que no poden tornar a encreuar-se per causa d'algun mecanisme d'aïllament reproductiu». L'espècie ja no és, per tant, un «estatus» immutable sinó un «procés»: un estadi fruit d'un procés de diferenciació. La causa d'aquesta diferenciació, de l'especiació, es basa en l'aïllament reproductiu, idea en certa manera apuntada per Darwin i per autors predarwinians (Ray i Buffon, per exemple).

Ernest Mayr (1942, 1963, 1969), un dels investigadors que més a fons ha estudiat el concepte d'espècie, va assenyalar que si bé la definició de Dobzhansky és una excel·lent descripció del procés de l'especiació, no es pot considerar com una definició d'espècie. L'espècie, segons Mayr, no és un estadi del procés, sinó el resultat d'un procés (Mayr, 1942; Moore, 1990). Aquest proposa una nova definició i descriu l'espècie com a «grups de poblacions naturals que s'entrecreuen i que es troben

reproductivament aïllats d'altres grups semblants». Les poblacions són definides en termes de distribució geogràfica, continuïtat ecològica i intercanvi genètic. Una població és, doncs, la suma total d'individus coespecífics d'una particular localitat que comparteixen la capacitat d'encreuament entre ells (Hull, 1970).

Aquesta definició ha estat, i és, la més emprada pels taxònoms contemporanis, i alhora és la que més crítiques ha rebut de diversos investigadors. La primera, i fonamental, es basa en la dificultat d'aplicació: és pràcticament impossible reunir en condicions naturals dues poblacions allunyades i demostrar la seua diferenciació específica (Sokal i Crovello, 1970; Lambert *et al.*, 1987; Cracraft, 1989). Aquesta definició resulta, d'altra banda, inútil per a definir els fòssils i les espècies asexuals i partenogenètiques (Templeton, 1989). Els detractors de Mayr addueixen, a més, que és possible trobar descendència de dues espècies clarament diferents, com s'esdevé amb els tigers i els lleons. Fins i tot s'ha trobat descendència fèrtil en altres grups, on la separació específica es fonamenta únicament en pautes de comportament, i no existeixen mecanismes diferenciadors postzigòtics. És el cas d'alguns aràcnids, amfibis i ocells.

En aquest sentit, l'estudi del comportament ha estat imprescindible per a poder entendre millor els fonaments de la separació específica. En el laboratori es podien obtenir fàcilment híbrids d'algunes espècies, fet que invalidava el concepte d'espècie de Mayr. No obstant això, s'ha vist la importància dels mecanismes etològics en la discriminació d'un gran nombre d'espècies. El festeig crea barreres per a la fecundació i l'intercanvi de gens en una gran quantitat de grups d'animals. En alguns, com en els ànecs, en diverses espècies de *Drosophila* de Hawaii, i en algunes aranyes, és la principal barrera per a l'intercanvi de gens. En aquests grups, els híbrids produïts artificialment són fèrtils (Stebbins, 1989). L'arribada del neodarwinisme significa, per tant, l'inici de l'estudi del comportament, des d'una perspecti-

va veritablement evolutiva. És a dir, com pot aportar informació l'anàlisi del comportament sobre la diferenciació específica i, fins i tot, sobre la filogènia d'un grup determinat.

El concepte evolutiu d'*espècie*

G. G. Simpson, un dels primers sintetitzadors de la teoria paleontològica amb la genètica, ofereix una nova definició de l'*espècie*, en considerar-la com «un llinatge (amb una seqüència de població basada en un ancestre i un descendent) que s'ha desenvolupat separatament d'altres i que en posseeix les seues pròpies tendències evolutives» (Simpson, 1953).

D'aquesta manera, mentre que en el concepte biològic d'*espècie* la morfologia es troba condicionada per la capacitat d'encreuament entre els individus, en el concepte evolutiu tant els paràmetres morfològics com els reproductius són explicats per un altre factor: mitjançant la selecció natural. En el concepte biològic, el patró de la reproducció és la causa, i la morfologia, l'efecte. En la teoria evolutiva (també coneguda per *adaptativa*) la selecció natural afavoreix unes adaptacions morfològiques, i el patró d'encreuament, la reproducció, s'ajusta a conservar aquestes adaptacions (Ridley, 1985; Frost i Hillis, 1990). La definició de Simpson fou posteriorment reelaborada per Wiley (1978), que definí l'*espècie* com «un petit llinatge compost per ancestres i descendents que manté la seua identitat d'altres llinatges pròxims i que posseeix unes tendències evolutives i un mateix destí històric».

Els conceptes fenètic i filogenètic d'*espècie*

La utilització de moderns programes d'ordinador per a la separació de les espècies va permetre l'aparició de la taxonomia numèrica, amb la qual es creen unes bases de dades i s'agrupen les espècies en funció de les seues semblances (Sokal i Sneath, 1963). No obstant això, aquest mètode ha decaigut molt, en no tenir

en compte les relacions filogenètiques entre les diverses espècies agrupades. D'aquesta manera, dues espècies que presenten analogies a causa d'una convergència (i, per tant, un avantpassat diferent) apareixeran per aquest sistema reunides (Ridley, 1986).

Un altre mètode taxonòmic que està tenint una gran acceptació actualment és el desenvolupat en un principi per Hennig (1961) i ampliat per Rosen (1978), Nelson i Platnick (1981), Cracraft (1983) i Donoghue (1985), en què les espècies són definides mitjançant un cladograma: l'*espècie* és el més petit conjunt detectable d'individus amb un grup de caràcters compartits i amb un avantpassat i un descendent. L'*espècie*, per tant, no és més que un segment de l'arbre filogenètic (Hull, 1978). Aquesta escola, coneguda per *cladista*, permet la reconstrucció de la història de la vida, en l'espai i en el temps adient, i no necessita de pressuposicions darwinianes o predarwinianes. En certa manera, es podria dir que els cladistes (també coneguts per *henniguians*) no empen la teoria de l'evolució per a separar les espècies, sinó les espècies per a demostrar la teoria de l'evolució.

Els cladistes inclouen en el seu concepte d'*espècie* les subespècies. L'estatus de les subespècies s'hauria de redefinir, i potser d'eliminar. Si la unitat de selecció, des d'una anàlisi taxonòmica, és l'*espècie* (com es ve anunciant des de Darwin), quin paper té la subespècie en la història filogenètica d'un grup? I si és la subespècie la que evoluciona, no es tractaria senzillament d'una espècie en procés d'evolució? Així mateix, el cladisme considera l'*espècie* politípica com una realitat taxonòmica, que no evolutiva, creada amb l'objectiu de facilitar la taxonomia, i es mostra partidari de la seua diferenciació en tantes espècies com varietats geogràfiques hi existeixen (Cracraft, 1989).

Cap on va la taxonomia contemporània?

La taxonomia de la segona meitat del nostre segle potser es caracteritza per la falta d'acord entre els diferents taxònoms de les diverses

branques de la zoologia. Un desacord que és conseqüència última del distanciament professional que hi ha entre les diferents disciplines d'aquesta ciència. Carson (1985) ha assenyalat que la biologia evolutiva pateix una lamentable falta d'unificació sobre les teories relatives als processos que originen les espècies. Les bases per a la descripció de l'espècie descansen sobre tot tipus de premisses, encara que la morfologia continua essent la més important. Futuyma (1986) comentava que un gran nombre de taxònoms no empen cap criteri evolutiu en el moment de definir una nova espècie, sinó que estudien tan sols característiques morfològiques, més o menys significatives. En realitat, el que s'esdevé és que cadascú fa la seua taxonomia, basant-se en quelcom que es podria definir en alguns casos com a neonominalisme: les espècies són aquelles poblacions que l'investigador és capaç de detectar i de les quals és capaç d'assenyalar als altres com distingir-les i separar-les de les restants.

Tot això ha fet del taxònom un personatge amb escasses possibilitats dins del món actual de la investigació. Si el treball que realitza no té una aplicació pràctica i econòmica, l'Administració tendeix a arraconar-lo. Actualment als Estats Units els taxònoms reben tan sols un 0,3 % dels pressupostos d'investigació (Fincham i Ravetz, 1991). Tanmateix, és important recordar que molts «revolucionaris» de la biologia han estat taxònoms. Charles Darwin, Konrad Lorenz, Stephen Jay Gould, Edward O. Wilson..., s'iniciaren en la taxonomia, i arribaren a ésser grans coneixedors d'un grup concret. Generalment, tendeix a oblidar-se el fet que Darwin es dedicara més de vuit anys a l'estudi dels percebes, que Lorenz realitzara treballs taxonòmics amb els ànecs, que Gould siga un extraordinari malacòleg o que Wilson fóra primer conegut com a mirmecòleg. Resulta evident que l'estudi detallat de les espècies des d'una perspectiva ecològica requereix l'anàlisi taxonòmica i que aquesta és un requeriment indispensable per a poder obtenir posteriorment conclusions vàlides de caire «superior».

La biologia molecular, mitjançant l'anàlisi de proteïnes i la seqüenciació de DNA, està darrerament realitzant interessants descobriments, i és potser un dels camps en el qual més possibilitats queden per explotar. Un dels èxits més notables ha estat demostrar la invalidesa específica de *Canis rufus*, una rabosa de color roig, endèmica dels Estats Units (i per a la qual els nord-americans manifestaven un cofoisme entenedor), i que, mitjançant l'anàlisi del DNA mitocondrial, s'ha comprovat que és un híbrid de coiote i de rabosa gris (Wayne i Jenks, 1991). Tanmateix, si bé la biologia molecular ha estat molt útil per a solucionar situacions concretes de la taxonomia, en general es pot dir que de moment no ha aconseguit desbancar gens ni mica l'estudi taxonòmic tradicional; és interessant destacar que les espècies descrites fa més de dos-cents anys per Linnaeus, Lamarck, Fabricius, Buffon, etc., basant-se en caràcters purament morfològics continuen tenint una vigència absoluta. La taxonomia és possiblement la disciplina en què els descobriments particulars més lentament són superats, sense produir-s'hi un empobriment tan ràpid com esdevé en les ciències experimentals.

Mentre els taxònoms, els genètics i els biòlegs moleculars es posen d'acord sobre la veritable identitat del concepte d'*espècie*, potser l'afirmació de Darwin (1859) «cada naturalista sap més o menys què vol dir quan parla d'*espècie*» siga la reflexió més adequada que s'haja fet sobre aquest difícil tema. Geoffroy Saint-Hilaire (1865) comentava al segle passat, amb una entonació lleugerament sarcàstica i teatral, que existeixen tantes definicions d'*espècie* com naturalistes. Això, a hores d'ara, és ja, més que una exageració, quasi una realitat.

Agraïments

A Esperança Calvo Roselló i Joaquin Baixeras pels seus comentaris crítics del manuscrit i per les magnífiques conversacions sobre el tema. A

Juli Peretó pel seu estímul i per l'extraordinària organització. A José Daniel Acuña, Enrique Font i Àfrica Gómez pels seus consells i suggeriments. A Prada de Conflent i Vernet pel seu acolliment.

BIBLIOGRAFIA

- CARSON, H. L. (1985). Unification of speciation theory in plants and animals. **Syst. Bot.** **10**: 380-190.
- CACRAFT, J. (1983). Species concept and speciation analysis. (Ed. R. F. Johnston), **Current Ornithology**. Vol. 1. Plenum Press. Nova York.
- CACRAFT, J. (1989). Speciation and its ontology: The empirical consequences of alternative species concepts for understanding patterns and processes of differentiation. (Ed. D. Otte i J. A. Endler): **Speciation and its consequences**. Sinauer Associates. Massachusetts.
- DARWIN, C. (1859). **El origen de las especies**. (Ed. Ariel). Barcelona.
- DOBZHANSKY, TH. (1937). **Genetics and the Origin of Species**. Columbia University Press.
- DONOGHUE, M. J. (1985). A critique of the biological species concept and recommendations for a phylogenetic alternative. **Bryologist**. **88**: 172-181.
- FINCHAM, J. R. i J. R. RAVETZ. (1991). **Genetically engineered organisms, Benefits and risks**. Open University Press. Milton Keynes.
- FROST, D. R. i D. M. HILLIS. (1990). Species in concept and practice: herpetological applications. **Herpetologica**. **46**(1): 87-104.
- FUTUYMA, D. J. (1986). **Evolutionary Biology**. Sinauer associates, Sunderland, Massachusetts.
- GEOFFROY SAINT-HILAIRE, I. (1865). **Histoire Naturelle Générale des Régnes Organiques, Principalement Etudiée Chez l'Home et les Animaux**. Vol.2. Masson, París.
- GHISELIN, M. T. (1969). **El Triunfo de Darwin**. Ediciones Cátedra. Madrid.
- GOULD, S. J. (1980). G. G. Simpson, Paleontology, and the Modern Synthesis. (Ed. E. Mayr and W. B. Provine), **The evolutionary Synthesis: Perspectives in the Unification of Biology**. Harward University Press, Cambridge.
- HENNIG, W. (1966). **Phylogenetic Systematic**. Univ. Illinois Press.
- HOFFMAN, A. (1989). **Arguments on evolution. A paleontologist's perspective**. Oxford University Press.
- HULL, D. (1970). Contemporary Systematic Philosophies. **Annual Review of Ecology and Systematics**. **1**: 19-53.
- HULL, D. (1978). A matter of individuality. **Philosophy of Science**. **45**: 335-360.
- LAMBERT, D. M., B. MICHAUX i C. S. WHITE. (1987). Are species self-defining? **Syst. Zool.** **36** (2): 196-205.
- LINNAEUS, C. (1738). **Classes plantarum**. Leiden: Wishoff.
- LINNAEUS, C. (1758). **Systema Naturae per Regna tria Naturae secundum Classes, Ordines, Genera, Species cum Characteribus, Differentiis, Synonymis, Locis**. Estocolm.
- MAYNARD SMITH, J. (1981). **The problems of biology**. Oxford University Press.
- MAYR, E. (1942). **Systematics and the Origin of Species**. Columbia University Press, Nova York.
- MAYR, E. (1963). **Populations, Species and Evolution**. Cambridge: Harward University Press.
- MAYR, E. (1969). **Principles of Systematic Zoology**. McGraw-Hill, Nova York.
- MAYR, E. (1980). Prologue: Some thoughts on the history of the evolutionary synthesis. (Ed. E. Mayr i W. B. Provine). **The evolutionary Synthesis: Perspectives in the Unification of Biology**. Harward University Press, Cambridge. p. 1-48.
- MOORE, J. H. (1990). **Science as way of knowing-vii. A conceptual framework for biology**. Part III. American Society of Zoologists. Boston.
- NELSON, G. J. i I. PLATNICK. (1981). **Systematics and Biogeography Cladistic and Vicariance**. Columbia University Press. Nova York.
- RIDLEY, M. (1985). **The problems of evolution**. Oxford University Press.
- RIDLEY, M. (1986). **Evolution and classification. The reform of cladism**. Longman Group Limited. Anglaterra.
- ROSEN, D. E. (1978). Vicariant patterns and historical explanation in biogeography. **Syst. Zool.** **27**: 159-188.
- STEBBINS, G. L. (1989). **Evolución: hacia una nueva síntesis. Contribuciones desde el Reino Vegetal**. Universidad de León.
- SIMPSON, G. G. (1951). The species concept. **Evolution**. **5**: 285-298.
- SOKAL, R. R. i J. T. CROVELLO. (1970). The Biological Species Concept: A Critical Evaluation. **American Naturalist**. **104**: 127-153.
- SOKAL, R. R. i P. H. A. SNEATH. (1963). **Principles of Numerical Taxonomy**. W. H. Freeman and Co. San Francisco.
- TEMPLETON, A. R. (1989). The meaning of species and speciation: a genetic perspectives. (Ed. D. Otte i J. A. Endler): **Speciation and its consequences**. Sinauer Associates. Massachusetts.
- WAYNE, R. K. i S. M. JENKS. (1991). Mitochondrial DNA analysis implying extensive hybridization of the endangered red wolf *Canis rufus*. **Nature**. **351**: 565-568.
- WILEY, E. O. (1978). The evolutionary species concept reconsidered. **Syst. Zool.** **27**: 17-26.